Vestnik zoologii, **42**(6): 525–534, 2008

УДК 591.477:599.4

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КОЖИ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ ПЕРЕПОНОК РУКОКРЫЛЫХ (VESPERTILIONIDAE, CHIROPTERA)

И. М. Ковалева

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: ikov@izan.kiev.ua

Принято 29 мая 2008

Строение и функции кожи летательных перепонок рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera). Ковалева И. М. — Опубликованные до сих пор данные о строении кожи летательных перепонок рукокрылых содержат много противоречивых сведений относительно отдельных структур. Автором проведены исследования микроморфологического строения кожи летательных перепонок *Nyctalus noctula* и *Eptesicus serotinus* с точки зрения выполнения этой структурой терморегуляторной и респираторной функций.

Ключевые слова: рукокрылые, Chiroptera, кожа, летательные перепонки.

The Structure and Functions of the Skin of Bats Flying Membrane (Vespertilionidae, Chiroptera). Kovalyova I. M. — The data published till now about the constitution of the flying membrane skin in bats contain many contradictory items of information concerning individual structures. The author conducts researches in micromorphological constitution of the skin of flying membranes *Nyctalus noctula* and *Eptesicus serotinus* (Chiroptera), from the point of view of performing heat regulating and respiratory functions.

Key words: bats, Chiroptera, skin, flying membrane.

Введение

Опубликованные до сих пор данные о строении кожи летательных перепонок рукокрылых содержат много противоречивых сведений относительно отдельных структур. Общепринятым является мнение, что летательные перепонки рукокрылых представляют собой дупликатуру кожи, а именно — продукт слияния кожного покрова вентральной и дорсальной поверхностей туловища (Кузякин, 1950 и др.). М. Ф. Ковтун (1979), обобщив сведения предшественников (Ackert, 1914; Schobl, 1871; Забусов, 1910; Schumacher, 1932, цит. по: Ковтун, 1979), а также на основании анализа собственных данных, указал на то, что гистологическое строение летательной перепонки в целом сходно с таковым кожи туловища и конечностей других млекопитающих; однако наблюдаются различия в толщине отдельных слоев, количестве и размере клеток, потовых и сальных желез. Наряду с этими, были установлены отдельные факты, указывающие на морфологические особенности кожи перепонок рукокрылых. Так, Г. Джипсен (Jepsen, 1970) обнаружил, что дорсальный слой перепонки лишен кровеносных сосудов, в отличие от вентрального слоя, и в связи с этим является защитным слоем перепонки.

Вместе с тем еще Дж. И. Экерт (Ackert, 1914) отмечал, что эпидермис дорсальной и вентральной поверхностей перепонки разделен одним общим слоем дермы (corium). Об этом же упоминал и А. П. Кузякин (1950), говоря, что кориум (или строма), находящийся между эпидермисом вентральной и дорсальной поверхностями перепонки, образует общую пластинку из коллагеновых волокон соединительной ткани, пронизанную многочисленными эластическими волокнами с мощной сетью кровеносных сосудов и нервов.

Известно (Crowley, Hall, 1994), что в коже перепонки рукокрылых нет гиподермы — подкожной жировой клетчатки, как в обычном кожном покрове других млекопитающих. Данная особенность строения кожи перепонки уже была отмечена также в исследованиях В. Е. Соколова (1973).

Н. П. Забусов (1910, цит. по: Ковтун, 1979) и Дж. И. Экерт (Ackert (1914) отметили два типа потовых желез в перепонке. Позднее об этих структурах упоминал А. П. Кузякин (1950), с указанием

на то, что секрет желез служит для предохранения перепонок от высыхания. Б. Гупта (Gupta, 1967) отрицал наличие потовых желез в перепонке рукокрылых, однако обнаружил сальные железы, связанные с каждым волосом на перепонке. Упоминание о наличии сальных и об отсутствии потовых желез перепонки, как у представителей Megachiroptera, так и Microchiroptera, имеется в монографии В. Е. Соколова (1973). Противоречивость данных в работах цитированных авторов в отношении наличия или отсутствия потовых и сальных желез требует отдельного рассмотрения.

Другой вопрос, требующий специального исследования, касается васкуляризации перепонки и участия ее в связи с этим в важнейших физиологических процессах организма. Наиболее часто в литературе обсуждалась активная пульсация вен в летательных мембранах рукокрылых (Бердонгаров, 1956; Kluger, Heath, 1970; Кыдырбаев, 1985; Davis et al., 1992 и др.). В работах перечисленных авторов отмечено, что активная пульсация вен крыла у летучих мышей осуществляется путем тонического или быстрого ритмического сокращения гладкомышечных клеток их стенок, при этом частота ритмических сокращений стенок малых вен перепонок увеличивается в связи с повышением давления внутри них. Характерно, что эти сокращения контролировались не только брахиальным нервом, но и автономными нервами кровеносных сосудов. Имеются данные по морфометрии отдельных сосудов и сосудистого русла в целом летательных перепонок рукокрылых (Wiedeman, 1963; Кыдырбаев, 1985). Обильная васкуляризация кожи, как и других кожных участков (например, летательных перепонок рукокрылых), по мнению ряда ученых, свидетельствует об интенсивности кожного дыхания (Czopek, 1955; Jakubowski, 1989 и др.). Наряду с этим данные об обильной васкуляризации перепонок явились основой для обсуждения ее участия в терморегуляции животных (Кузякин, 1950; Ковтун, 1979 и др.). Имеется и иное мнение, подтвержденное физиологическими экспериментами при непосредственном измерении температуры на поверхности тела и летательных мембран животных, находящихся как в покое, так и в полете. А. Д. Слоним (1961) отрицает участие мембран рукокрылых в терморегуляции, по крайней мере, в покое, указывая, что в терморегуляции самое активное участие принимает кожа других участков тела и головы животных. Им также установлено, что при температуре окружающей среды 17,8°С температура головы в покое и полете была 27°С, спины 28,4–30,8°С, а живота 32,4–34,5°С. Экспериментально исследовано (Voigt et al., 2003), что при 20°С окружающей среды температура тела (измерена ректально) и поверхности крыльев у рукокрылых, находящихся в полете, имеет значения 37°С и 22°С соответственно.

Материал и методы

С целью исследования морфологии летательной перепонки рукокрылых были использованы свежие и фиксированные кусочки кожи перепонки *Nyctalus noctula* и *Eptesicus serotinus* (Vespertilionidae, Chiroptera) из разных ее участков: крылового, межпальцевого и хвостового.

Свежие кусочки перепонки размером примерно 5 х 8 мм были порезаны на криостате, для получения продольных и поперечных серийных срезов толщиной 10–15 мкм, которые окрашивались. Фиксированные в 10%-ном растворе нейтрального формалина, кусочки кожи летательной перепонки уплотняли парафином и затем резали на микротоме с получением продольных и поперечных серийных срезов толщиной 5–10 мкм, которые впоследствии окрашивали. Были использованы следующие гистологические методы окраски: гематоксилином Эрлиха и эозином; азур-II-эозином; по Ван-Гизону; по Маллори, а также окраска толуидиновым синим при разных значениях pH для выявления кислых мукополисахаридов. Анализ препаратов проводили с помощью светового микроскопа с последующим выведением изображения на экран компьютера и изготовлением снимков. Микрососудистое русло изучали на срезах толщиной 5 мкм.

С целью изучения общей васкуляризации, были проведены рентгенологические исследования кровеносных сосудов летательных перепонок ночницы остроухой, ушана бурого и кожана позднего, предварительно налитых суриком. Съемки проводили на базе детской клинической больницы (ДКЛ–3) г. Киева рентгенаппаратом РДК–56.

Результаты и обсуждение

Эпидермис

Принято считать, что эпидермис кожи млекопитающих имеет 5 слоев — роговой (str. corneum), блестящий (str. lucidum), зернистый (str. granulosum), шиповидный (он же мальпигиевый, str. spinosum) и базальный (зародышевый, ростковый, str. germinativum). По данным электронной микроскопии, блестящий слой в настоящее время как отдельный слой не выделяют. Как правило, зернистый слой состоит из 1–2 рядов клеток, шиповидный слой составляет основную массу эпидермальных клеток, базальный представлен одним рядом клеток (Калантаевская, 1972 и др.).

В отношении строения эпидермиса кожи перепонок рукокрылых имелись следующие сведения: в эпидермисе выделяется два слоя — роговой и мальпиги-

евый (Ackert, 1914; Соколов, 1973 и др.). Описывая роговой слой эпидермиса, авторы отмечают гексагональную форму пластинок (очевидно, клеток), содержащих пигмент, зерна которого расположены в виде венчиков, не захватывающих центральные и самые периферийные части пластинок. Далее авторы отмечают, что мальпигиевый слой эпидермиса перепонки содержит два ряда клеток. Причем в клетках наружного ряда много темного пигмента, а во внутреннем ряду клетки не содержат пигмента.

Подтверждено наличие в эпидермисе кожи перепонок рукокрылых 2–3 рядов клеток. Поверхностный роговой слой эпидермиса представлен одним рядом крупных клеток, которые не содержат ядер (рис. 1, 2). Однако в связи с тем что клетки данного слоя являются почти прозрачными, через них можно увидеть окрашенные ядра нижележащего мальпигиевого слоя. Поверхностные клетки рогового слоя имеют круглую форму, содержат включения — пигментные зерна, по А. П. Кузякину (1950), размещенные или в виде колец — по периферии клеток, не захватывая их центральной части, или в виде зерен по всему объему клетки (рис. 1). Мы обнаружили, что количество включений в клетках эпидермиса дорсальной поверхности перепонки больше, чем в клетках вентральной. Данные включения содержат пигмент (они не поддаются окраске применяемыми нами красителями), поэтому имели черный цвет. Цитоплазма клеток рогового слоя эпидермиса перепонок окрашивалась в слабо-розовый цвет при использовании

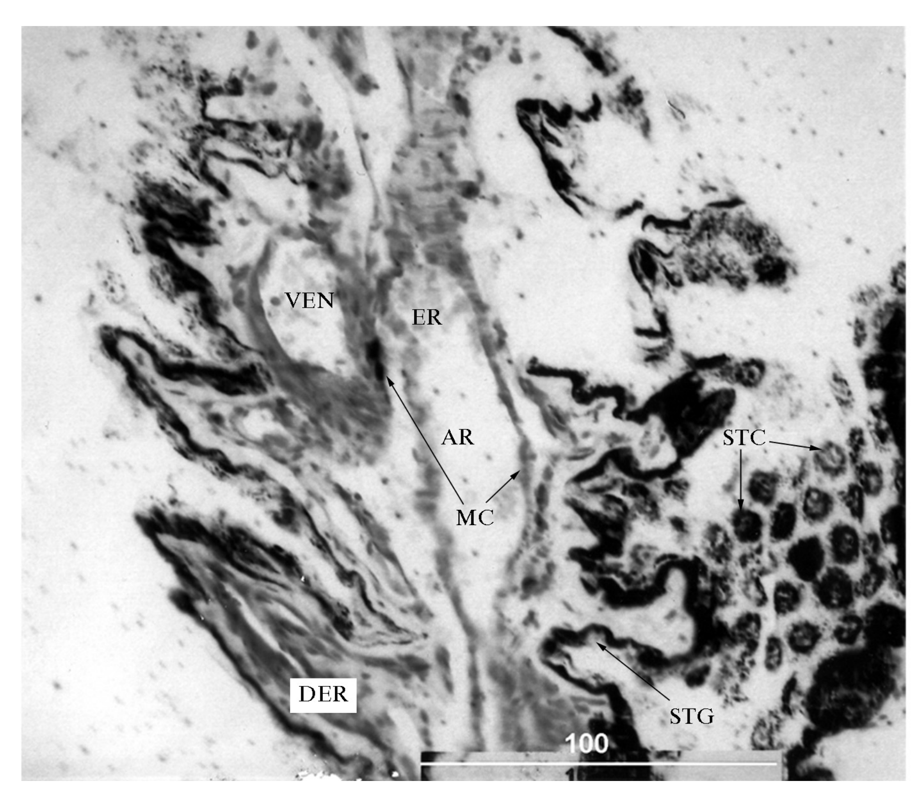


Рис. 1. Продольный срез кожи летательной перепонки *Eptesicus serotinus* (толуидиновый синий). x400. Справа на срезе видны поверхностно расположенные роговые безъядерные клетки эпидермиса (STC), содержащие гранулы; слева — дерма (DER), не выявляющая деления на слои, граничащая посредством базальной мембраны (STG) с эпидермальным слоем; многочисленные сосуды в дермальном слое (артериолы — AR и венулы — VEN) содержат эритроциты (ER). Тучные клетки (MC) окружают стенки сосудов.

Fig. 1. A view of the flying membrane skin of *Eptesicus serotinus* (Toluidine blue), showing the structure of the epidermis and the dermis. x400.

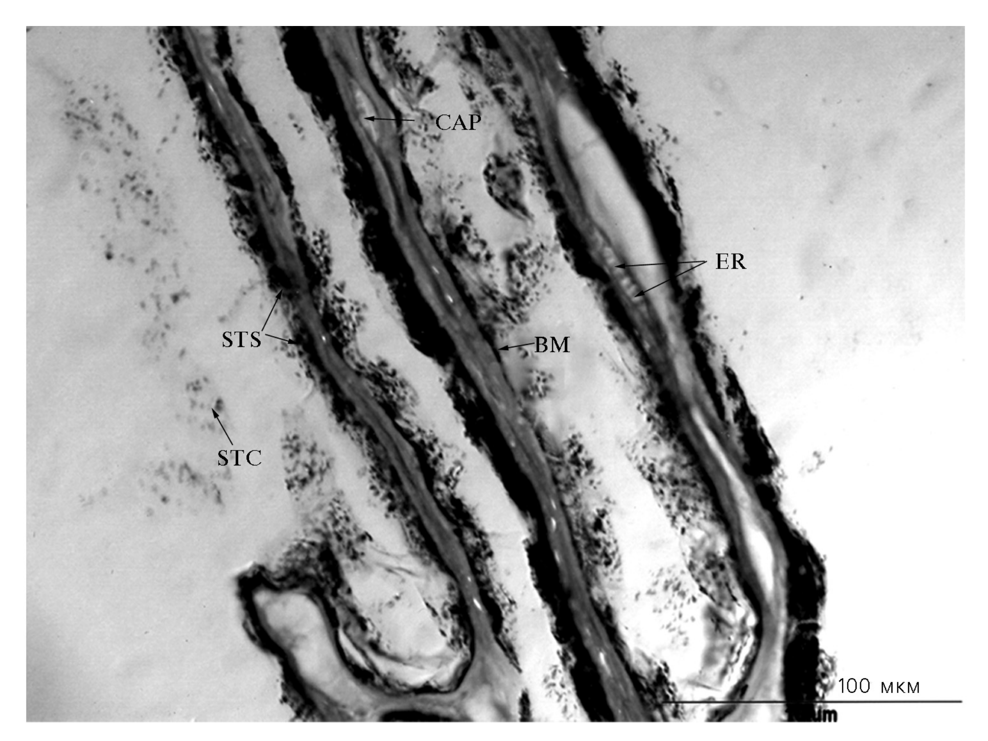


Рис. 2. Поперечное сечение кожи летательной перепонки *Eptesicus serotinus* (Ван Гизон). х 400.

Крупные клетки рогового слоя эпидермиса (STC) с включениями, отслаивающиеся в виде лент; под ними расположены мелкие по размерам клетки шиповидного (STS) слоя и клетки базального слоя эпидермиса, лежащие на базальной мембране (BM); эритроциты (ER), выстроенные цепочкой в один ряд, выявляют прохождение здесь капилляра (CAP).

Fig. 2. Cross section of the flying membrane skin of *Eptesicus serotinus* showing the structure of the epidermis and the dermis. (Van Gyson). x 400.

азур-II-эозина, что свидетельствует о наличии в ее составе углеводов. Межклеточных контактов — десмосом, описанных ранее (Ackert, 1914), нами не обнаружено. Клетки отстоят друг от друга на расстоянии 1 или 2 радиусов их окружностей. Таким образом, между клетками имеются большие промежутки (рис. 1), напоминающие каналы, которые можно увидеть во фронтальной плоскости перепонки. Клетки лежат как бы на общей мембране и часто отслаиваются от нижележащего слоя эпидермиса целыми пластами (рис. 2, 3).

Блестящий и зернистый слои эпидермиса отсутствуют.

Нами обнаружено 1—2 (чаще 1) ряда клеток шиповидного слоя. Клетки, составляющие данный слой эпидермиса, двух типов. Одни из них имеют неправильную гексагональную форму, тесно расположены относительно друг друга и содержат овальные ядра. Промежутки между такими клетками узкие, но всегда присутствуют (рис. 2). Гистохимическая окраска толуидиновым синим дала окрашивание ядер в синий цвет, оставляя включения черного цвета.

Базальный слой эпидермиса представлен одним рядом мелких клеток — меланоцитов, содержащих ядра и глыбки пигментных зерен-гранул. Эти клетки расположены на базальной мембране (рис. 2). Они часто создают длинные цепочки, четко разделяющие эпидермальный слой кожи и дерму.

Эпидермис не имеет кровоснабжения. Обменные процессы между эпидермисом и дермой осуществляются через дермо-эпителиальный контакт, представленный базальной мембраной, которая таким образом активно участвует в обменных процесах. Приобретая волнистость, вследствие образования дермальных сосочков, этот контакт увеличивает площадь соприкасающихся слоев кожи.

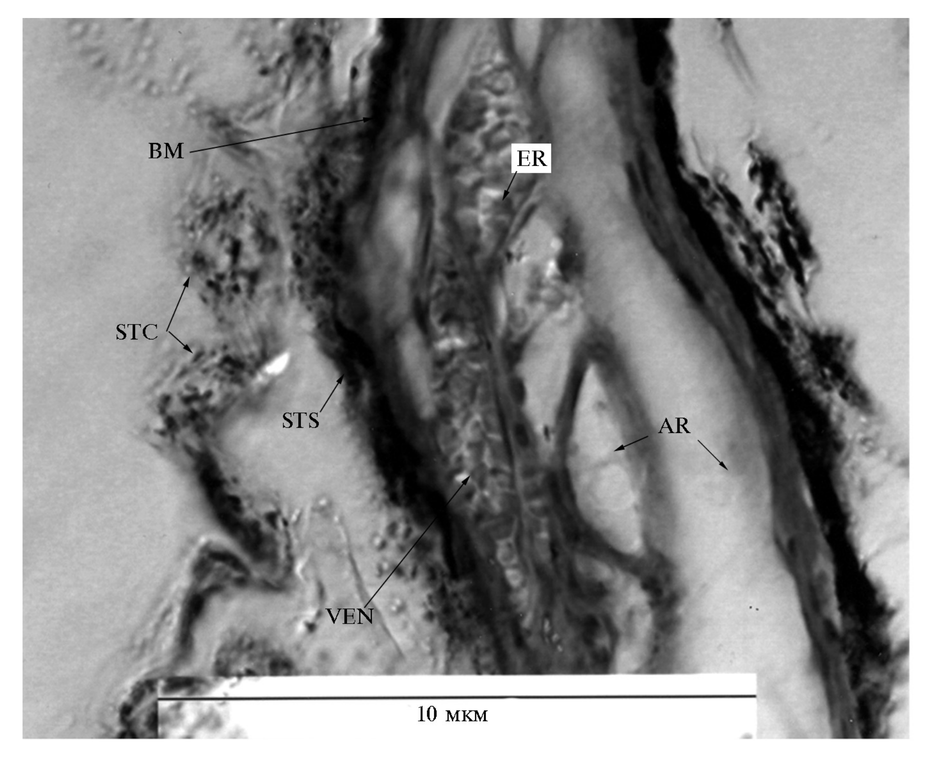


Рис. 3. Поперечное сечение кожи летательной перепонки *Eptesicus serotinus.* (Ван Гизон). x400.

Крупные и мелкие артериолы (AR) без эритроцитов и венулы (VEN), заполненные эритроцитами (ER), образуют анастомозы между собой, образуя плотную сеть сосудов. Слева видны клетки рогового слоя эпидермиса (STC) с включениями, отслаивающимися в виде ленты, открывая шиповидный слой клеток эпидермиса (STS), лежащих на базальной мембране (BM).

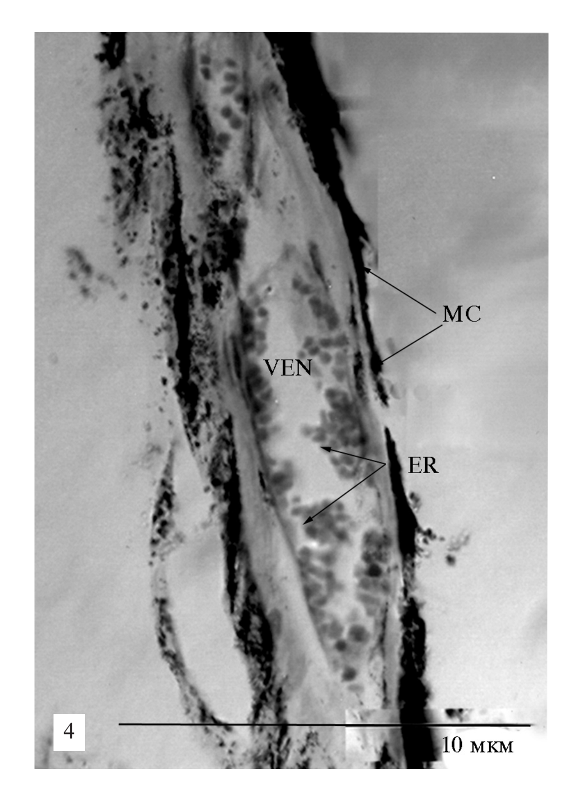
Fig. 3. Cross section of the flying membrane skin of *Eptesicus serotinus* showing the structure of the epidermis, the dermis and a total vascular bed (Van Gyson). x400.

Дерма

Общеизвестно, что дерма — это соединительнотканный слой кожи, в котором расположены клеточные элементы (фибробласты), коллагеновые и эластические волокна. Ей присуща трофическая функция, так как в ней размещаются сосуды (капилляры), с которыми в функциональном отношении дерма составляет единое целое (капиллярно-соединительнотканная структура) (Калантаевская, 1972). И лишь в тех местах, где отсутствует гиподерма, мышцы отдельными волокнами или пучками вплетаются в нижние отделы дермы.

Предшественниками отмечалось (Ackert, 1914; Ковтун, 1979 и др.), что дерма перепонки рукокрылых (по аналогии со строением кожи других участков туловища) в связи с отсутствием гиподермы содержит 3 слоя: центральный, соответствующий сетчатому слою участков кожи туловища, и два слоя, расположенных дорсально и вентрально от центрального, соответствующих сосочковым слоям кожи. Причем ранее считали, что в сетчатом слое дермы перепонок расположены крупные сосуды, нервные стволы, пучки поперечно-полосатых мускулов, эластические тяжи, секретирующие отделы потовых желез и проксимальная треть фолликулов волос; тогда как в сосочковых слоях дермы (верхнем и нижнем) расположены центральные порции фолликулов волос, сальные железы и часть выводных протоков потовых желез.

Наши исследования кожи летательной перепонки рукокрылых показали, что дерма летательных перепонок рукокрылых никогда не содержит четкого деления на



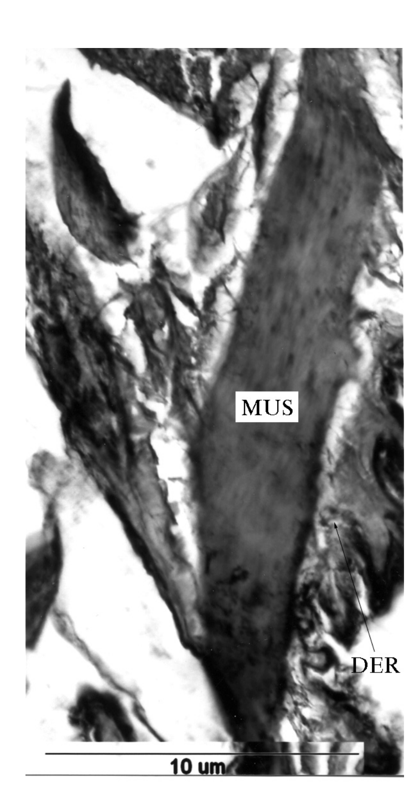


Рис. 4. Поперечное сечение «тонкого» участка кожи летательной перепонки *Eptesicus serotinus* (Азур-II). x400.

Крупный сосуд (венула — VEN) с находящимися в нем эритроцитами (ER) и тучными клетками (MC) на его стенках вплотную граничит с дермо-эпителиальным контактом кожи перепонки.

Fig. 4. Cross section of the thin part of the flying membrane skin of *Eptesicus serotinus,* showing the structure of the dermo-epidermal contact and vessels (Azur-II). x400.

Рис. 5. Продольное сечение кожи летательной перепонки *Eptesicus serotinus* (Гематоксилин-эозин). x 400. Мышечное волокно (MUS), лежащее в толще дермы (DER).

Fig. 5. Cross section of the flying membrane skin of *Eptesicus serotinus* showing the structure of the dermis with a muscle (Ehrlich's haematoxylin/eosin). x 400.

сетчатый и сосочковый слои (рис. 2). Она представлена сетью коллагеновых и эластических волокон, в толще которой располагаются крупные и мелкие кровеносные сосуды (рис. 1—3) и мышцы перепонки (рис. 5). В зависимости от наличия или отсутствия в участках перепонки мышечных волокон или крупных сосудов, дерма имеет различную толщину.

Тучные клетки с небольшим ядром расположены в дерме, образуя скопления вокруг сосудов (рис. 1, 4). Они окрашиваются метахроматично в темно-фиолетовый цвет, что соответствует окраске кислых мукополисахаридов (в частности, гистамина, гепарина, гиалуроновой кислоты и пр.) при использовании красителя азур-2-эозина, а также их хорошо окрашивают толуидиновым синим. Наличие такого рода клеток в коже перепонки имеет свое объяснение. Известно, что при деполимеризации мукополисахаридов (в частности, гепарина, содержащегося в тучных клетках) понижается вязкость образуемых ими гелей и тем самым повышается проницаемость тканей кожи, что играет основную роль в регуляции микроциркуляторных процессов.

Летательные перепонки рукокрылых, несмотря на незначительную толщину, содержат более или менее развитые мышечные структуры (Ковтун, 1979 и др.) (рис. 5). В полете крылья рукокрылых изменяют не только положение

относительно туловища для осуществления взмахов, поворотов с перенесением крыльев вперед или назад, но и активно изменяют свою конфигурацию. Так, при подъеме крыла пальцы сгибаются и как бы сходятся, а при опускании — разгибаются и расходятся, растягивая летательную перепонку (Eisentraut, 1936). Наиболее типичным для летучих мышей является гребной тип полета. При таком полете крылья осуществляют движения сложной ротации, начиная с положения вверху и сзади до положения внизу и впереди. С. Шумахер (Schumacher, 1932) разделил мускулы летательной перепонки на две группы: собственно мышцы перепонки и мышцы перепонки, имеющие связь со скелетом — «скелетоперепончатые» мышцы (терминология М. Ф. Ковтуна).

Васкуляризация кожи перепонки

По данным ряда ученых (Калантаевская, 1972 и др.), известно, что сосудистое русло кожи достаточно четко делится на две системы: первая — система сосудов, обеспечивающих питание кожи (нутритивный поток), обеспечивающий ее метаболические потребности, вторая — глубокие, преимущественно подкожные, артериальные и более крупные венозные сплетения, выполняющие функцию теплообменников крови с внешней средой.

По нашему мнению, в связи с отсутствием гиподермы кожа перепонок рукокрылых, наряду с крупными магистральными сосудами (артериями), обеспечивающими питание скелетных и мышечных органов грудных и тазовых конечностей и хвостового отдела позвоночника, имеет лишь систему сосудов вышеупомянутого нутритивного потока.

Стенки артериол и венул, проходящих в дермальном слое перепонки рукокрылых, образованы, вероятно, лишь слоем эндотелиальных клеток, лежащих на собственной базальной мембране. Стенки капилляров не были идентифицированы нами, и, таким образом, капилляры определялись по находящимся в них эритроцитам, диаметр которых у исследованных видов рукокрылых колебался от 4 до 7 мкм.

По нашим данным, диаметры капилляров, подходящих непосредственно к эпидермису кожи перепонки, составляют 0,005—0,01 мм (5—10 мкм), между тем как М. Видеман (Wiedeman, 1963) определяла диаметр капилляров на уровне 3,8 мкм. В дермальном слое кожи, содержащей мышечные волокна, имеются малые артерии и венулы (диаметр около 50 мкм, что согласуется с данными предшественников (Wiedeman, 1963 и др.), которые могут быть обозначены как крупные артериолы или артериолы нулевого порядка (или соответственно венулы). На границе с эпидермисом от этой сети отходят капилляры, идущие к дермальным сосочкам — сосочковые капилляры.

Известно, что характерной особенностью внутрикожного сосудистого русла является наличие анастомозов между однотипными и разнотипными сосудами. О наличии таких анастомозов (аркадах) в коже летательных перепонок рукокрылых упоминала в своих работах М. Видеман (Wiedeman, 1963). Такие структуры были обнаружены и нами (рис. 1, 3). Благодаря анастомозам, не только образуются разные по длине пути циркуляции крови, но и обеспечивается перераспределение крови в летательных перепонках вследствие возможности перехода крови из артериального русла в венозное (так называемая артериализация венозной крови).

Обильная васкуляризация кожи перепонок, очевидно, связана и с ее функцией как депо крови. На эту функцию кожи не раз обращали внимание исследователи (Калантаевская, 1972). Данная функция кожи летательных перепонок для рукокрылых, большую часть суток проводящих, в отличие от других млекопитающих, в антиортостатическом положении, имеет гораздо большее значение.

Нами выявлены обширные участки кожных поверхностей перепонок, где сеть капилляров и более крупных сосудов (артериол и венул) была очень плотная (рис. 1, 3). Подобные участки в легких человека были обнаружены Дж. Уэстом (1988) и обозначены им как «сплошной слой движущейся крови с отдельными «островками» — межкапиллярными участками ткани».

Толщина летательной перепонки

Несмотря на то что в литературе, касающейся строения летательной перепонки рукокрылых (Ковтун, 1979; Jakubowski, 1989; Crowley, Hall, 1994 и др.), указывается на ее истонченность, специальных работ по изучению данной характеристики в численных выражениях, за редким исключением (Соколов, 1973), не имеется. Вместе с тем изучение каких-либо физиологических функций данной структуры без точного знания ее морфометрических параметров не представляется возможным.

Нами установлено, что кожа летательной перепонки рукокрылых не является одинаковой структурой на всем своем протяжении. В зависимости от находящихся в ней кровеносных сосудов, мышечных элементов, нервов она отличается, в частности, по толщине. Поэтому данные о средней толщине перепонки, как и о толщине отдельных слоев дермы перепонки должны быть критически оценены в зависимости от целей их использования (Соколов, 1973).

Так участок перепонки, где отсутствуют мышечные волокна, отличается незначительным содержанием соединительнотканных волокон и крупных сосудов в дерме. Дерма представлена в виде капиллярно-соединительнотканной структуры (рис. 2). Поверхностный слой — эпидермис не выявляет складчатости, дерма не образует сосочки и, таким образом, дермоэпителиальный контакт представлен почти прямой линей. У исследованных нами представителей *Nyctalus noctula* и *Eptesicus serotinus* (Vespertilionidae) толщина дорсального эпидермального слоя, состоящего из 1—2 рядов клеток, составляет 5—10 мкм, дермального слоя с расположенным в нем капилляром — до 10 мкм, вентрального одноклеточного эпидермального слоя — 5 мкм, что в целом составляет толщину перепонки до 20 мкм. Сходные данные по толщине эпидермиса были получены Соколовым (1973) у *Pipistrellus kuhli*: эпидермис перепонки толщиной 12 мкм, роговой слой его — 6 мкм. В тех местах перепонки, где проходят артериолы и венулы (диаметром от 20 до 50 мкм), а также отдельные мышечные волокна или мышцы крыловых перепонок, толщина дермы с включенными в нее сосудами и мышцами достигает 60—70 мкм.

На толщину кожи млекопитающих, как правило, влияет наличие в ней многочисленных кожных желез. Нами установлено, что в коже летательных мембран рукокрылых, а именно в дерме, ни потовых желез простого строения, ни модифицированных потовых желез, которые были описаны Дж. Шобль (Shoble, 1897), нет. Нами не обнаружено также сальных желез в коже летательных перепонок рукокрылых. Такие структуры свойственны другим участкам кожи рукокрылых (Соколов, 1973 и др.). На наш взгляд, в отсутствии кожных желез в перепонках рукокрылых нет ничего удивительного. Как правило, сальные железы связаны с волосяными фолликулами, которых нет в коже летательных перепонок. Известно, что сальные железы секретируют жир, который используется для смазывания поверхности кожи у животных. Смешиваясь с липидами эпидермиса, он образует кожный жир, который защищает роговой слой от пересыхания и растрескивания, усиливает водонепроницаемость путем цементирования щелей между пластинками рогового вещества. Учитывая эти свойства секрета сальных желез, можно объяснить отсутствие последних в коже летательных перепонок рукокрылых именно свойством ее проницаемости для

воды и газов. Отсутствие потовых желез объясняется их функциональной бесполезностью, так как обширные крыловые поверхности рукокрылых и без потовых желез теряют много влаги путем перспирации. Последняя осуществляется главным образом через эпидермис, а не через потовые железы. И, следовательно, вопрос о сохранении влаги в организме летучих мышей становится более актуальным, чем о ее выведении (Шмидт-Ниельсен, 1976).

Характерной особенностью кожи перепонок рукокрылых является отсутствие волосяного покрова на обширных ее участках. Лишь отдельные волосяные луковицы появляются в области перехода кожи перепонок в кожу туловища. Данное обстоятельство является вполне объяснимым, так как любые дополнительные образования в коже (кожные железы или волосы) приводят к утяжелению структуры в прямом смысле. Это связано с дополнительной васкуляризацией данных структур, затратами кислорода, необходимого для их жизнеобеспечения и т. п. Логично допустить, что в процессе становления полета рукокрылых орган полета — крыло, представленный, в частности, кожными летательными мембранами, утрачивал те структуры, которые каким-либо образом ограничивали возможности полета. Не исключена и возможность того, что в ходе морфогенеза в кожистых межпальцевых перепонках рукокрылых изначально не формировались какие-либо структуры, ограничивающие, в частности, ее респираторную функцию.

Отметим также, что все вышеуказанные особенности строения летательной перепонки рукокрылых имеют поразительное сходство с таковыми некоторых других областей кожного покрова млекопитающих, как, например, красная кайма губ или внутренний листок крайней плоти. К. А. Калантаевская (1972) отмечает, что «...при переходе кожи в слизистые оболочки она имеет промежуточное строение, а именно, не имеет: подкожной жировой клетчатки (гиподермы), потовых и сальных желез и волос». Таким образом, кожа летательных перепонок рукокрылых имеет отличное от кожи туловища строение. Вместе с тем уместно отметить, что кожа как орган является очень лабильной структурой, отвечающей на функциональные потребности организма.

Заключение

В строении летательной перепонки рукокрылых установлены следующие особенности:

— отсутствие двух клеточных слоев эпидермиса, гиподермы, волос, кожных желез, с присущими им структурами, в частности, сосудов-теплообменников;

— наличие одного общего слоя дермы между двумя эпидермальными слоями перепонки, многочисленных капилляров с развитой сетью анастомозов;

— вследствие вышеперечисленного дерма представлена в виде капиллярно-соединительнотканной структуры.

Данные особенности обеспечивают диффузию газов крови и воздуха и позволяют говорить, что летательная перепонка рукокрылых, наряду с другими, способна выполнять и респираторную функцию.

Бердонгаров К. Наблюдения над пульсацией сосудов у некоторых млекопитающих // Тр. Алма-Атин. зоовет. ин-та. — 1956. — **9**. — С. 358–363.

Калантаевская К. А. Морфология и физиология кожи человека. 2-е изд. — Киев : Здоровье, 1972. — 267 с.

Ковтун М. Ф. О природе жилкования летательной перепонки рукокрылых // Зоол. журн. — 1979. — **58**, вып. 2. — С. 207–217.

Кузякин А. П. Летучие мыши. — М. : Сов. наука, 1950. — 443 с.

Кыдырбаев Ж. К. Строение активно пульсирующих вен некоторых млекопитающих // Биоморфология с.-х. животных. — Алма-Ата, 1985. — С. 81–85.

Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. — 430 с.
Соколов В. Е. Кожный покров млекопитающих. — М. : Наука, 1973. — 488 с.
Уэст Дж. Физиология дыхания. Основы. — М. : Мир, 1988. — 200 с.
Шмидт-Ниельсен К. Как работает организм животного. — М. : Мир, 1976. — 140 с.
Ackert I. E. The innervation of the integument of Ciroptera // J. Morphol. — 1914. — **25**, N 12. — P. 301—343.
Crowley G. V., Hall L. S. Histological Observations on the Wing of the Grey-Headed Flying-Fox (Pteropus poliocephalus) (Chiroptera, Pteropodidae) // Australian J. of Zool. — 1994. — **42** (2). — P. 215—231.
Czopek J. The vascularization of the respiratory surface of some Salientia // Zoologica Pol. — 1955. — **6**, N 2. — P. 101—134.
Davis M. J., Shi X., Sikes P. J. Modulation of bat wing venule contraction by transmural pressure changes // Am. J. Physiol. Heart Circ. Physiol. — 1992. — **262**. — P. 625—634.
Eisentraut M. Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges // Zeitschr. f. Wissensch. Zoologic. — 1936. — 148. — S. 159—188.
Gupta B. The histology and musculature of plagiopatagium in bats // Mammalia. — 1967. — **31**, N 2. — P. 313—320.
Jakubowski M. Skin vascularization in fishes compared with that in amphibians // Trends Vertebr. Morphol. Proc. 2nd Int. Symp. Vertebr. Morphol. (Viennas, 1986). — Stuttgart; New York, 1989. — P. 542—545.
Jepsen G. L. Bat origins and Evolution // Biology of Bats. Vol. II / Ed. W. A. Wimsatt). — New York ; London : Acad. Press, 1970. — 65p.
Kluger M. J., Heath J. E. Vasomotion in the bat wing: A termoregulatory response to internal heating // Comp. Biochem. and Physiol. — Oxford, 1970. — **32**. — P. 219—226.
Voigt Ch. C., Matt F., Michener R., Kunz Th. H. Low turn overrates of carbon isotopes in tissues of two nectar-feeding bat species // J. Exp. Biol. — 2003. — **206**, N 8. — P. 1419—1427.
Wiedeman M. P. Dimensions of BloodVessels from Distributing Artery to Collecting Vein // Circulation Research. — 1963. — **12**. — P. 375—378.